более быстрое развитие, период нахождения яиц в яйцевой камере, интервал между кладками, размер кладки и характер поступления яиц в яйцевую камеру (равными по количеству яиц порциями) сходны с таковыми в постоянных лужах и мелководных озерах. Ограниченный период существования эфемерных водоемов определяет то, что *L. apus* никогда не достигают в подобных местообитаниях своих наибольших размеров (средняя длина тела самцов всего до 21,3±2,6 мм, а самок — до 34,8±2,1 мм), имеют ограниченное число кладок (до 3) и характеризуются меньшей общей плодовитостью (99—131 яиц) (рисунок, таблица) в течение жизни. Как и в постоянных водоемах, здесь отмечены две группы рачков, различающихся по количеству яиц в яйцевых камерах и срокам начала продуцирования яиц.

Таким образом, жизненный цикл *L. apus* в обследованных водоемах характеризуется определенной изменчивостью и зависимостью от типа водоема, а само существование популяций *L. apus* в низовьях р. Печоры становится возможным в результате приноса теплых вод с более южных верховий реки.

Вехов Н. В. Распространение и биология Anostraca и Notostraca в арктических и субарктических водоемах Европы // Биол. науки.— 1984.— № 12.— С. 24—32.
Хакимуллин А. А. Действие низких температур на развитие яиц весеннего щитня // Экология.— 1982.— № 6.— С. 78—80.
Смирнов С. С. Phyllopoda Арктики // Тр. Аркт. ин-та.— 1936.— **51**.— С. 1—98.
Bürmeister E.-G. Ein beitrag zur Biologie und Popuöationsstruktur von Lepidurus apus L. // Spixiana.— 1982.— **5**, N 2.— P. 193—209.
Decksbach N. K. Zur Verbreitung und Biologie der Apusiden in Russland // Рус. гидробиол. журн.— 1924.— **3**, № 6/7.— С. 143—155.
Khalaf A. N. Some notes on the biology and rediscovery of the tadpole shrimp, Triops (Apus) cancriformis Bosc. (Notostraca: Branchiopoda) in Hampshire. Britain. Bull. Nat. Hist. Res. Cent.— 1977.— **7**, N 2.— P. 29—34.
Löffler H. Anostraca, Notostraca, Conchostraca // Limnofauna Europaea / Ed. I. Illies.— Stuttgart : Gustav Fischer.— 1978.— P. 184—188.
Longhurst A. R. A review of the Notostraca // Bull. Br. Mus. nat. Hist. Zoology.— 1955.— **3**, N 1.— P. 1—57.

Всесоюзный НИИ охраны природы и заповедного дела
Госагропрома СССР
Получено 13.01.85

УДК 595.733:591

П. А. Мокрушов

РОЛЬ ЗРИТЕЛЬНЫХ СТИМУЛОВ В РАСПОЗНАВАНИИ БРАЧНОГО ПАРТНЕРА У СТРЕКОЗ SYMPETRUM

Для зрительного узнавания предметов, кроме таких их свойств как форма, размер, светлота и т. п., существенное значение имеет цвет. Способностью к цветовому зрению, кроме человека, обладают многие представители животного мира, в том числе и насекомые (Мазохин-Поршняков, 1965, 1973). Стрекозы обладают хорошо развитым зрительным анализатором, и оптическая ориентация в их жизни играет основную роль. У многих представителей этого отряда четко выражен половой диморфизм: примерно у 90 % видов стрекоз, обитающих в УССР,— по окраске тела, у 10 % видов — по цвету крыльев. Характерной особенностью стрекоз рода *Sympetrum* является красная окраска самцов многих видов, сравнительно редкая для стрекоз нашей местности. Самки окрашены криптически в желто-бурые тона. Оказалось, что у одного из видов — *Sympetrum rubicundulum,* исследованного в США (Meinertzhagen e.a., 1983), кроме обычного для стрекоз набора фоторецепторов, чувствительных к ультрафиолетовым, синим и зеленым лучам (Lavoie-Dornike e.a., 1981), имеется и красночувствительный приемник. Самцы и самки *S. rubicundulum,* судя по опубликованной цветной фотографии (McMillan, 1984), очень похожи на наш вид *Sympetrum sanguineum* Müll. Можно предполагать, что и другие виды этого рода обладают той же системой приемников,

которая позволяет им различать красные, желтые и другие окраски и отличать самцов и самок по цвету. Красночувствительный приемник обнаруживали также у *Aeschna* и *Libellula* (Lavoie-Dornik e.a., 1981). Ранее нами была показана роль анализа формы тела и крылового узора во взаимном различении пяти симпатрических видов стрекоз рода *Sympetrum* (Frantsevich, Mokrushov, 1984). Здесь мы оценивали роль цвета и некоторых других оптических признаков в распознавании самцами самок у стрекоз этого же рода.

Методика. В солнечную погоду на высохшем лесном болоте половозрелым самцам *Sympetrum flaveolum* L. показывали модели самок. Самцы *S. flaveolum* были выбраны для опытов потому, что в предыдущих опытах они были самыми активными. Моделями служили высушенные тела самок *Sympetrum vulgatum* L. одного размера и с одинаково расправленными крыльями. Было изготовлено пять серий окрашенных моделей, по четыре образца светлоты в каждой серии. Тело модели окрашивали масляными красками, цвет которых художник (С. Н. Горб) подбирал «на глаз» похожим на монохроматическое излучение с длиной волны 540, 560, 580, 600 или 620 нм. Градации светлоты создавали за счет добавления черной краски (табл. 1). Техника показа моделей на

Таблица 1. Светлота образцов красок

Серия	Окраска	Длина волны (нм), на которой шло измерение	Отражение (%) для образцов			
			1	2	3	4
А	зеленая	540	30	22	18	15
Б	желто-зеленая	560	45	30	26	18
В	оливковая	580	31	26	22	16
Г	оранжевая	600	75	51	27	15
Д	красная	620	67	43	20	14
Самец	красная	620	36,6			
Самка	оливковая	580	24,7			

удочке несколько отличалась от описанной ранее (Frantsevich, Mokrushov, 1984). Модель старались опустить ниже и впереди сидящего самца, с таким расчетом, чтобы он мог видеть ее сверху. В опытах с цветными моделями было учтено 560 реакций, которые классифицировались на следующие типы: 1) захват модели в тандем; 2) посадка самца на модель и попытка образовать тандем; 3) осмотр — подлет к модели на расстояние 10—20 см; 4) атака — подлет самца к модели снизу ближе 5 см, физический контакт; 5) безразличие — самец следит за перемещениями модели, но не взлетает; 6) бегство — самец после взлета покидает территорию. Первые три реакции считались положительными, остальные — отрицательными. Контролем в этой серии опытов служили мертвые самцы и самки *S. vulgatum*, которых отлавливали в день опыта и соответствующим образом расправляли.

Другая серия опытов была посвящена выяснению роли формы тела в распознавании самцами самок. Модели разной формы изготовляли из синтетических материалов (бумага, хлорвиниловая изоляция и пр.) и окрашивали масляной краской $В_1$, которая на глаз и при спектрофотометрическом измерении наиболее соответствовала натуральному цвету самки. К моделям клеили крылья самок *S. vulgatum*. Было учтено 530 реакций. В каждом опыте для сравнения показывали мертвую самку *S. vulgatum*.

В лабораторных условиях проводили измерения спектров отражения образцов применявшихся красок для моделей и тел стрекоз (самцов и самок) с помощью спектрофотометра СФ-4 в отражающем режиме и фотоумножителя ФЭУ-31. Белым стандартом служила баритовая бумага. Спектры показаны на рис. 1, *2—3*. Так как и тела стрекоз, и фон — зеленые растения — слабо отражают ультрафиолетовое излучение, мы ограничились анализом окрасок в видимой области спектра. Цветовой треугольник для человека рассчитан по таблицам МОК 1931 г. (Кэй, Лэби, 1962), где за белый цвет принят равноэнергетический поток в ви-

димой области спектра. Цветовой треугольник для стрекоз рода *Sympetrum* рассчитан по опубликованным характеристикам фоторецепторов *S. rubicundulum* (Meinertzhagen e. a., 1983), показанным на рис. 1, *1*. За белый цвет принят равноквантовый поток в видимой и ближней ультрафиолетовой области спектра; для расчета характеристики спектральной чувствительности отдельных типов рецепторов нормировали к одинаковой площади под графиками.

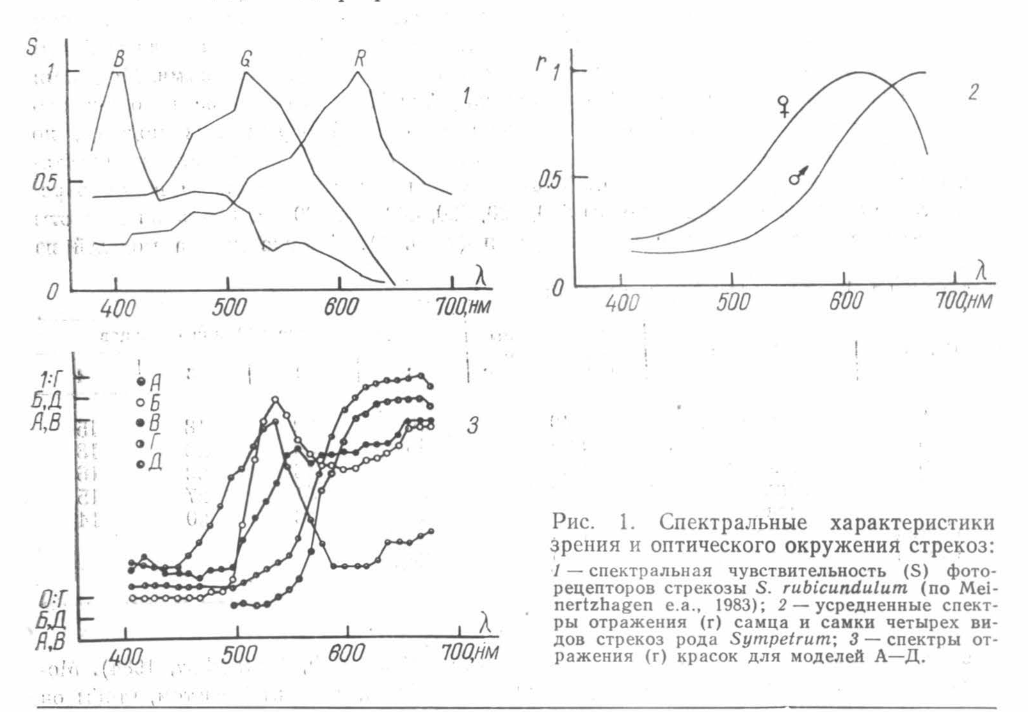


Рис. 1. Спектральные характеристики зрения и оптического окружения стрекоз: *1* — спектральная чувствительность (S) фоторецепторов стрекозы *S. rubicundulum* (по Meinertzhagen e.a., 1983); *2* — усредненные спектры отражения (r) самца и самки четырех видов стрекоз рода *Sympetrum*; *3* — спектры отражения (r) красок для моделей А—Д.

Спектрозональные снимки *S. sanguineum* на фоне растительности изготовлены Л. И. Францевичем на пленке Ф-65 с помощью светофильтров УФС-1; СС-5; ЗС-1 и СЗС-17+КС-11 в полосах чувствительности ультрафиолетового, синего, зеленого и красного приемников. Правильность цветоделения подтверждена В. П. Лаврусем, синтезировавшим из этих снимков цветное изображение на установке МСП-4. Всем названным лицам автор выражает искреннюю признательность за помощь в работе.

Результаты. На рис. 1, *2—3* представлены результаты спектрофотометрических измерений: усредненные спектры отражения самцов и самок четырех видов рода *Sympetrum* и кривые спектров отражения образцов красок, которые применялись для имитации цвета тела самок. Цветовые тона красок и тел насекомых для наглядности представлены на графических моделях — цветовых треугольниках (рис. 2, *1*, *2*).

Распределение самцов исследованных нами видов *Sympetrum flaveolum* L., *S. vulgatum* L., *S. sanguineum* Müll., *S. pedemontanum* All., *S. danae* Don. в местах обитания и способы распознавания ими конспецифичных соперников описаны ранее (Frantsevich, Mokrushov, 1984). У первых четырех видов в окраске тела самцов преобладают красные и оранжевые тона, а самцы *S. danae* — черные. Исследуя только цвет и форму тела, мы показывали самцам *S. flaveolum* модели и контроль без желтых пятен на крыльях. Поэтому адекватная реакция на контроли в отличие от яростной атаки на конспецифичного самца и его удачные модели (90—95 % атак) не являлась столь высокой и составляла на самку 79,1 % (65,1 % тандемов) и 57,6 % (36,3 % атак) на сам-

ца. Из табл. 2, где представлены результаты количественных учетов реакций самцов *S. flaveolum* на цветные модели, видно, что:

1. Положительная реакция (процент тандемов на модели $В_1$ и $Г_3$ приближается к таковой на контрольную самку. Высокую привлекательность этих моделей можно объяснить оптимально подобранной краской.

2. Желто-зеленые и оранжевые окраски высокой светлоты резко тормозят положительную реакцию, а еще сильнее действуют зеленые и красные.

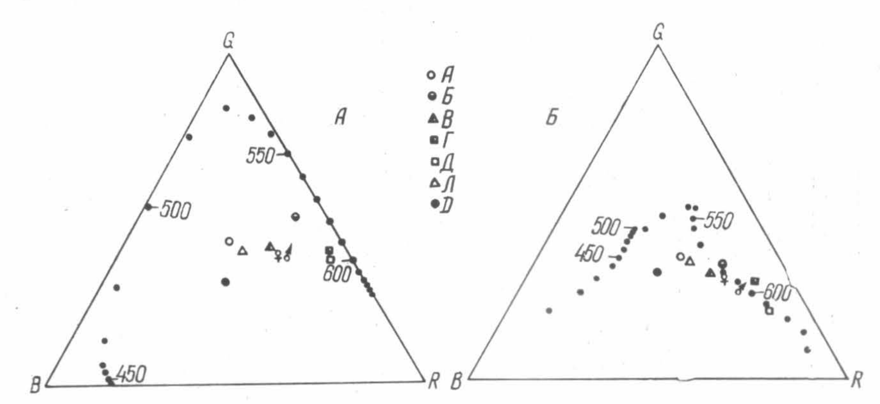


Рис. 2. Треугольники смешения цветов:
1 — для человека; *2* — для стрекоз; *А—Д* — точки красок для моделей, *Л* — зеленый лист, *D* — освещение источником $Д_{65}$.

Результаты опытов с моделями разной формы представлены на рис. 3. Значимого различия между распределениями положительных реакций (Т и О) на контроль (К) и последующими пятью моделями при помощи критерия хи-квадрат не было установлено. Значительно снижают привлекательность моделей такие их искажения как утолщение брюшка или еще одна голова. Перемещение таких моделей самцы сопровождают саккадическими движениями головы, но не взлетают.

Обсуждение. Глаз у стрекоз имеет двойную функцию — верхняя его часть чувствительна к ультрафиолету или синим лучам, но цветнослепая, а нижняя обычно обладает набором приемников и, вероятно, обеспечивает цветовое зрение. В поведенческих опытах было показано, что окраска тела и крыльев у стрекоз является признаком, по которому идет распознавание особей своего вида. Так, самцы *Platycnemis pennipes* Pall., *Pl. dealbata* Klug., *Ischnura elegans* Lind. узнают конспецифичных самок по размеру тела и цветным пятнам на нем (Buchholtz, 1956; Krieger, Krieger-Loibl, 1958). Для стрекоз рода *Calopteryx* оптимальным стимулом, привлекающим самца, служат части тела самки, обладающие крыльями. Существенное значение имеют цвет крыльев (Heimer, 1973) и их способность пропускать свет (Buchholtz, 1951). Самцы симпатрических видов *Calopteryx* различают друг друга по цвету

Таблица 2. Реакция самцов стрекоз Sympetrum flaveolum на модели разного цвета

Уровень светлоты	Процент тандемов для серий окрасок				
	А	Б	В	Г	Д
1	9,1	17,8	51,8	13,6	0
2	12,5	37,5	37,0	27,2	0
3	9,1	31,8	30,6	66,6	9,1
4	15,0	26,1	22,0	34,6	15,0
Количество опытов	88	97	201	91	84

желтого, белого или оранжевого пятна на конце брюшка, что подтверждается опытами с перекраской пятен (Heimer, 1973). Самцы *Epallage fatime* Charp. проявляют положительную реакцию на модель самки, опираясь в первую очередь на форму тела — обязательно должны быть голова и грудь (Buchholtz, 1955). У стрекоз родов *Leucorrhinia* и *Cordulia* нет полового диморфизма по окраске. Очевидно, по этой причине самцы этих родов распознают самок от самцов по характеру полета и форме тела (Pajunen, 1964; Ubukata, 1983).

Наши опыты с цветными моделями подтверждают значение цветового зрения для различения пола конспецифичных особей у стрекоз рода *Sympetrum*. Сравнение возможностей цветового зрения человека и стрекоз (см. треугольники смешения цветов, рис. 2) показывает, что: 1) стрекозы видят чистые излучения, в отличие от человека, менее интенсивно окрашенными; 2) реальные объекты — самец, самка, фон — окрашены для стрекоз и для человека одинаково ненасыщено; 3) самцы и самки довольно близки по окраске, и различение их по цвету требует у человека и стрекоз примерно равной тонкости анализа. Наблюдатель в поле легко отличает по цвету половозрелого самца от самки. Для стрекоз задача такого различения представляется не более трудной, чем для человека, поскольку у них красночувствительный приемник сильнее сдвинут к длинноволновому концу спектра. Судя по спектрозональным фотографиям, фон зеленой растительности и тело стрекоз слабо отражают в синей области, хотя фон для стрекоз оказывается более синим, чем тела стрекоз. На зеленом фоне заметно выделяются крылья, отражающие ультрафиолетовые и синие лучи. Тело самца в полосе красночувствительного рецептора отражает не более света, чем многочисленные зеленые растительные объекты. Поэтому наличие красночувствительного приемника само по себе не обеспечивает узнавания самца и даже выделения его на фоне растительности. Однако в зеленых лучах тело самца всегда отражает существенно меньше света, чем элементы растительности или тело самки. Поэтому выделение красных самцов и желто-бурых самок на фоне остальных предметов требует определенного взаимодействия между красными и зеленочувствительными приемниками. Так, признаком цвета самца служит возбуждение красночувствительного приемника, вдвое и более сильное, чем возбуждение зеленочувствительного рецептора. Одинаковое возбуждение красного и зеленого приемников служит сигналом об однородном фоне. Самка может быть опознана в том случае, если возбуждение обоих рецепторов будет находиться на промежуточном уровне. Такое взаимодействие красно- и зеленочувствительных приемников могло бы быть основано на работе цветооппонентных нейронов, например, возбуждающихся красным и тормозящихся зеленым светом. Такие нейроны, хорошо известные у млекопитающих, описаны у бабочек (Swihart, 1970), а механизм цветооппонентного анализа предполагался нами и Л. И. Францевичем для объяснения поведе-

Рис. 3. Реакция самцов *S. flaveolum* на модели разной формы (образцы моделей показаны сверху):

Т — тандем, *О* — осмотр, *А* — атака, *Б* — безразличие, *б* — бегство, *К* — контроль (мертвая самка *S. vulgatum*).

ния *Erythromma najas* H a n s. (Мокрушов, Францевич, 1976). Вероятно, редкие среди насекомых красночувствительные рецепторы имеют существенное значение для тех стрекоз, у которых красный цвет тела является опознавательным признаком и отличается от черного. Здесь уместно отметить, что в родах с красными самцами обычно имеются черные виды, например, *S. danae.*

У стрекоз *Sympetrum,* помимо цвета, самец отличает самку также по деталям формы тела. Кроме того, поведение самки на территории резидентного самца отличается от поведения самца-нарушителя. Она, как правило, не вступает в борьбу, а пытается спастись бегством. Преследуя других особей, самец может различить цвет и форму тела насекомого лишь в том случае, если он займет верхний эшелон. В наших опытах на дальнем расстоянии (0,5 м) независимо от того, где движется модель — над самцом или впереди его, наиболее привлекательными были крылатые модели с темным компактным центром. Модели с утолщенным брюшком или двумя головами тормозили реакцию преследования. На близком расстоянии существенным элементом формы тела, на который ориентируется самец, является голова как место захвата самки в тандем. В целом распознавание самцами конспецифичной самки у исследованных стрекоз рода *Sympetrum,* возможно, осуществляется в несколько последовательных этапов:

1. Резидентные самцы могут дистантно узнавать в пролетающих вблизи или над ними насекомыми особей своего вида. Распознавание осуществляется по форме тела и крыловому узору.

2. Преследуя конспецифичную особь, самец определяет ее половую принадлежность. Признаком самки служит не только характер полета (бегство), но и цвет тела.

Кэй Дж., Лэби Т. Таблицы физических и химических постоянных.— М. : Гос. изд-во физ-мат. лит.— 1962.— 246 с.
Мазохин-Поршняков Г. А. Зрение насекомых.— М. : Наука, 1965.— 264 с.
Мазохин-Поршняков Г. А. Механизмы цветоразличения у насекомых // Бионика.— М. : 1973.— С. 126—162.— (Итоги науки и техники ВИНИТИ АН СССР; Т. 1).
Мокрушов П. А., Францевич Л. И. Зрительные стимулы в поведении стрекоз. III. Выбор места для посадки у стрелки-наяды (Erythromma najas) // Вестн. зоологии.— 1976.— № 4.— С. 20—24.
Buchholtz C. Untersuchungen an der Libellengattung Calopteryx Leach, unter besonderer Berücksichtigung ethologischer Fragen // Z. Tierpsychol.— 1951.— **8**, N 2.— S. 273—293.
Buchholtz C. Eine vergleichende Ethologie der orientalischen Calopterygiden (Odonata) als Beitrag zu ihrer systematischen Deutung // Ibid.— 1955.— **12**, N 3.— S. 364—386.
Buchholtz C. Eine Analyse des Paarungsverhaltens und der dabei wirkenden Auslöser bei den Libellen Platycnemis pennipes Pall. und Pl. dealbata Klug. // Ibid.— 1956.— **13**, N 1.— S. 13—25.
Frantsevich L. I., Mokrushov P. A. Visual stimuli releasing attack of a territorial male in Sympetrum (Anisoptera, Libellulidae) // Odonatologica.— 1984. — **13**, N 3. — P. 335—350.
Heimer A. Étude du comportement reproducteur et analyse des mécanismes declencheurs innes (MDI) optiques chez les Calopterygidae (Odon. Zygoptera) // Ann. Soc. entomol. Fr.— 1973.— **9**, N 1.— P. 219—255.
Krieger F., Krieger-Loibl E. Beitrage zum Verhalten von Ischnura elegans und Ischnura pumilio (Odonata) // Z. Tierpsychol.— 1958.— **15**, N 1.— S. 82—93.
Lavoie-Dornik J., Pilon J.-G., Ali M.-A., Mouse M. Revue critique la vision chez les odonates: electrophysiologie // Rev. can. biol.— 1981.— **40**, N 3.— P. 287—304.
McMillan V. Dragonfly monopoly // Natur. Hist.— 1984.— **93**, N 7.— P. 33—38.
Meinertzhagen I. A., Menzel R., Kahle G. The identification of spectral receptor types in the retina and lamina of the dragonfly Sympetrum rubicundulum // J. Comp. Physiol. A.— 1983.— **151**, N 3.— P. 295—310.
Pajunen V. I. Agressive behavior in Leucorrhinia caudalis Charp. (Odonata: Libellulidae) // Ann. zool. fenn.— 1964.— **1**.— P. 357—369.
Swihart S. L. The neural basis of colour vision in the butterfly Papilio troilus // J. Insect. Physiol.— 1970.— **16**, N 8.— P. 1623—1636.
Ubukata H. An experimental study of sex recognition in Cordulia aenea amurensis Selys (Anisoptera, Corduliidae) // Odonatologica.— 1983.— **12**, N 1.— P. 71—81.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР

Получено 10.06.85